

**TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
LOOMAÖKOLOOGIA ÕPPETOOL**

Grete-Stina Haaristo

**ISIKSUSOMADUSTE SEOS TOITMISKÄITUMISE JA
PESITSUSEDUKUSEGA RASVATHASEL (*PARUS MAJOR*)
KAHES ERINEVAS ELUPAIGAS**

Magistritöö

Juhendaja: Marko Mägi, PhD

TARTU 2014

Sisukord

1. Sissejuhatus	3
2. Isiksustüübid ning nende uurimine erinevates loomarühmades	5
2.1 Terminoloogiast	5
2.2 Ülevaade isiksustüüpidest	6
2.3 Isiksuse seos sigimisedukuse, vanemhoole ja toitmiskäitumisega	8
3. Materjal ja metoodika	11
3.1 Uuritav liik	11
3.2 Uurimisala ja välitööde metoodika	11
3.3 Käitumiskatsed	11
3.3.1 Katseruum	11
3.3.2 Käitumiskatsetest üldiselt	12
3.3.3 Käitumiskatsed uudses keskkonnas	13
3.3.4 Käitumiskatsed uudse objektiga	13
3.4 Pesitsusandmestiku kogumine	14
3.5 Toitmiskäitumise jälgimine	14
3.6 Statistiline andmeanalüüs	15
4. Tulemused	16
5. Arutelu	21
Kokkuvõte	25
Summary	26
Tänuavaldus	27
Kasutatud kirjandus	28

1. Sissejuhatus

Sama liigi isendid võivad üksteisest erineda oma käitumise poolest. Kui käitumise varieeruvused on ajas ja erinevates olukordades püsivad, võib neid vaadelda kui indiviidide isiksust. Isiksusomadused võib jagada viide kategooriasse: aktiivsus, uuriv käitumine, agressiivsus, sotsiaalsus ning julgus (Réale *et al.* 2007). Isiksusel on oluline roll looma erinevates eluaspektides, mõjutades teda näiteks ümbritseva keskkonna tundmaõppimisel, elupaiga valimisel, liigikaaslastega suhtlusel ja paarilise valikul (Dingemanse & de Goede 2004; Dingemanse & Réale 2005; Korsten *et al.* 2010). Seetõttu on isiksusel mõju ka ellujäämusele ja sigimisedukusele, kujundades isendi kohasust.

Isiksuste uurimine on loomaökoloogias suhteliselt uus suund ning teadustööde arv sellel alal on viimase aastakümne jooksul märkimisväärselt kasvanud. Tänapäevaks on isiksuse alaseid töid läbi viidud vähemalt 60 erineva liigiga, alates ämblikest ja putukatest, lõpetades lindude ja imetajatega. Oluliseks uurimise valdkonnaks on olnud isiksusomaduste seos vanemhoole ja pesakonna edukusega (Groothuis & Carere 2005). See, kui palju poegi ja millises konditsioonis üles kasvatatakse ehk kui edukas on pesakond, sõltub lisaks keskkonna tingimustele ka sellest, kui palju vanemad panustavad poegade eest hoolitsemisse. Panustamist võib mõjutada isiksus, näiteks on leitud seoseid agressiivsuse ja poegade kaitsmise ning hoolitsemise vahel (Benus & Røndigs 1996; Hollander *et al.* 2008), samuti ka uuriva käitumise ja sigimisikka jõudnud poegade konditsiooni ning arvu vahel (Dingemanse *et al.* 2004; Both *et al.* 2005; Quinn *et al.* 2009).

Seni on uuritud isiksuse mõju toitmiskäitumisele eelkõige läbi kaudsemate mehhanismide, näiteks läbi vanalinnu oskuse toitu hankida, või on vaadeldud ainult toitmissagedust (Groothuis & Carere 2005; Patrick & Browning 2011). Sagedus aga üksi vaadatuna ei ole kindlasti parim toitmiskäitumise näitaja. Seetõttu on antud töö eesmärgiks analüüsida ka poegadele toodud toidu kogust ja kvaliteeti ning eksperimentaalselt uurida isiksuse seost toitmiskäitumise ja pesitsusedukusega. Analüüsitakse ka biotoobi mõju, sest biotoop võib mängida olulist rolli toitumistingimustes ja seeläbi ka sigimisedukuses.

Uuritavaks liigiks on rasvatihane (*Parus major*). Töö jaoks viidi läbi käitumiskatsed spetsiaalselt ehitatud katseruumis, et selgitada, kuidas linnud reageerivad uudsele keskkonnale ja uudsele objektile. Selle põhjal määrati lindude isiksused aktiivsuse (füüsiline ja vokaalne) näol. Pesitsuse ajal filmiti vanalindude toitmiskäitumist ning

analüüsi toitmisedust ja poegadele toodud toitu. Samuti koguti pesitsusandmestikku, et määrata pesitsemisedukus.

Eeldades, et isiksusel on mõju toitmiskäitumisele, on esimeseks hüpoteesiks, et aktiivsemad linnud toidavad poegi edukamalt – nende külastussagedus on tihedam ning toodav toit ka kvaliteetsem (suuremad toiduobjektid, suurem röövikute osakaal). Kuna mitmed tööd on näidanud korrelatsioone vanemate isiksusomaduste ja sigimisikka jõudnu poegade arvu ((Dingemanse *et al.* 2004; Quinn *et al.* 2009) ning poegade konditsiooni vahel (Both *et al.* 2005), on teiseks hüpoteesiks, et aktiivsemad isendid on edukamad pesitsejad – neil on suurem kurn, rohkem lennuvõimestunud poegi ning pojad on paremas konditsioonis (suuremad ja raskemad). Kuna isiksus mõjutab linde erinevates aspektides (Groothuis & Carere 2005), näiteks toiduotsingutel (Marchetti & Drent 2000; Mettke-Hofmann *et al.* 2002; Tebbich *et al.* 2009), on kolmandaks hüpoteesiks, et aktiivsemad linnud on paremas konditsioonis – nad on suuremad ja raskemad ning kõrgema hemoglobiini tasemega (kõrgem hemoglobiin viitab paremale konditsioonile; Ots *et al.* 1998). On näidatud, et linnud erinevad leht- ja okasmetsas nii oma konditsiooni kui pesitsemisedukuse poolest ning seda on mitmel korral näidatud ka meie uurimisala rasvatihaste peal (Mägi & Mänd 2004; Mänd *et al.* 2005; Kilgas *et al.* 2007; Mänd *et al.* 2007; Mägi *et al.* 2009). Seetõttu on neljandaks hüpoteesiks, et biotoobil on mõju lindude isiksusele ja konditsioonile, toitmiskäitumisele ja pesitsusedukusele.

2. Isiksustüübid ning nende uurimine erinevates loomarühmades

2.1 Terminoloogiast

Sama liigi isendid võivad erineda üksteisest oma käitumise poolest. Kui käitumise varieeruvused on ajas ja erinevates olukordades püsivad, võib neid vaadelda kui indiviidide isiksust (Wilson 1998; Gosling 2001; Sih *et al.* 2004a; Stamps & Groothuis 2010). Mõiste „isiksus“ all mõeldakse loomaökoloogias isendi käitumuslikku fenotüüpi. Isiksus on kompleksne stabiilne käitumistunnus, mis on ajas ja erinevates situatsioonides muutumatu (Drent *et al.* 2003; Careau & Garland 2012). Muutumatus seisneb isendi kalduvuses käituda erinevates olukordades sarnaselt (Sih *et al.* 2004b). Isiksus iseloomustab konkreetset isendit ja on sõltumatu teiste isendite käitumisest. Kuna erinevad käitumuslikud tunnused (näiteks agressiivsus ja uuriv käitumine) korreleeruvad omavahel, kasutatakse ka väljendit „isiksustüüp“ (Gosling 2001; Groothuis & Carere 2005).

Groothuis & Carere (2005) on välja toonud neli isiksustüüpe iseloomustavat omadust (1) isendid erinevad üksteisest oma käitumise poolest ning selline käitumine on ajas ja erinevates situatsioonides püsiv; (2) käitumuslikud erinevused on mitmetasandilised, st käitumuslik tunnus võib avalduda erinevates olukordades, näiteks isendi agressiivsus liigikaaslaste vastu territooriumi kaitsmisel või agressiivsus ründava kiskja vastu, samuti võivad käitumuslikud tunnused avalduda koos, näiteks agressiivsemad isendid on tihtipeale ka uurivama käitumisega; (3) isiksustüübid ning käitumuslike tunnuste korreleerumine peab olema ajas püsiv (nt isendid, kes on agressiivsemad ja uurivama käitumisega, peavad seda olema ka erinevates situatsioonides ja isendi erinevates elujärgkudes); (4) isiksustüüpe peab olema võimalik objektiivselt mõõta, soovitatavalt ka kvantitatiivselt.

Teaduskirjanduses on kasutusel olnud mitmeid erinevaid loomade isiksustele viitavaid termineid (Gosling 2001; Groothuis & Carere 2005). Näiteks „käitumuslikud sündroomid“ (Sih *et al.* 2004a,b), „temperament“ (Réale *et al.* 2007) ning „toimetuleku stiil“ (*coping style*; Koolhaas *et al.* 1999). „Käitumusliku sündroomi“ mõiste on väga sarnane ja osaliselt kattuv isiksuse mõistega, kuid keskendub rohkem käitumiste vahelistele korrelatsioonidele ning hõlmab käitumuslikku konsistentsust isendi, populatsiooni ja liikide tasemel (Sih *et al.* 2004a,b). Termin „temperament“ on tulnud inimpsühholoogia-alasest kirjandusest ning tähendab käitumuslikke kalduvusi, mis on

päritavad, ilmnevad varases arengus ning avalduvad kogu elu (Gosling 2001; Réale *et al.* 2007). Mõiste „toimetuleku stiil“ tuleneb stressi-psühholoogiast ning selle all mõistetakse isendi käitumuslikke, psühholoogilisi ja füsioloogilisi vastuseid ebasoodsatele keskkonnatingimustele (Koolhaas *et al.* 1999). Mõlemad terminid, nii „temperament“ kui „toimetuleku stiil“, on loomaökoloogias nüüdseks ühildunud mõistega „isiksus“ ning on sisu poolest kattuvad (Réale *et al.* 2007; Stamps & Groothuis 2010).

Antud töös piirduakse terminitega „isiksus“ ja „isiksustüübid“, et vältida erinevate mõistete kasutamisest tulenevat segadust. Kuigi ka termin „isiksus“ on kasutusele võetud inimpsühholoogiast, tuleks seda eristada loomaökoloogias kasutatavat „isiksuse“ mõistest, millel on oma kindel tähendus. Oluline on ka see, et loomade isiksus ei sarnane ilmtingimata inimeste isiksusega ning inimeste iseloomuomadusi ei tohiks loomadele lihtsustatult üle kanda (Groothuis & Carere 2005; Dingemanse *et al.* 2009).

2.2 Ülevaade isiksustüüpidest

Loomade erinevusi käitumises on uuritud 20. sajandi algusest, näiteks Hall'i (1934) käitumiskatsed rottidega, kus esmakordselt viidi läbi tänaseni käitumisuuringutes kasutuses olev (kuigi modifitseeritud kujul) avatud välja test (*open field test*). Isiksuste uurimine on loomaökoloogias aga suhteliselt uus suund ning teadustööde arv sellel alal on viimase aastakümne jooksul märkimisväärselt kasvanud (Gosling 2001; Groothuis & Carere 2005). Tänaseks on isiksuse alaseid töid läbi viidud vähemalt 60 erineva liigiga vägagi varieeruvatest loomarühmadest. Uuritud on nii ämblikke, putukaid, vähke, peajalgseid ja kalu, kui ka kahepaikseid, roomajaid, linde ja imetajaid (Budaev 1997; Wilson 1998; Gosling & John 1999; Koolhaas *et al.* 1999; Sih *et al.* 2003; Groothuis & Carere 2005; Wolf *et al.* 2007; Mowles *et al.* 2012; Kralj-Fišer & Schuett 2014).

Isiksusel on oluline roll loomade erinevates eluvaldkondades, näiteks ümbritseva keskkonna tundma õppimisel, toidu otsingutel, liigikaaslastega suhtlusel, levimisel, elupaiga valimisel ja territooriumi hõivamisel, paarilise valikul ja poegade kasvatamisel. Seetõttu on isiksusel mõju isendi ellujäämusele ja sigimisedukusele, kujundades isendi kohasust (Dingemanse & de Goede 2004; Dingemanse & Réale 2005; Korsten *et al.* 2010). Isiksusomadused võib jagada viide kategooriasse: aktiivsus, uuriv käitumine, agressiivsus,

sotsiaalsus ning julgus (Réale *et al.* 2007). Kuigi kõiki isiksustüüpe saab vaadelda eraldi, võivad need omavahel korreleeruda (Sih *et al.* 2004a,b, Careau & Carland 2012).

Aktiivsuse all peetakse silmas indiviidi üldist füüsilist aktiivsust, isiksustüüpina jagunevad isendid vähem aktiivseteks ja rohkem aktiivseteks (või aktiivseteks ja inaktiivseteks; Réale *et al.* 2007; Careau & Carland 2012). Eelkõige seostub aktiivsus toiduotsingu, toitmiskäitumise ning kisklusriskiga. Teistest isiksustüüpidest võib aktiivsus korreleeruda uuriva käitumise ja julgusega (Sih *et al.* 2004b). Aktiivsus kui isiksustüüp seisneb selles, et erinevates situatsioonides mõõdetud tunnused korreleeruvad erinevate aktiivsuse tasemetega positiivselt (Sih *et al.* 2004a). Näiteks uurisid Sih *et al.* (2003) salamandreid *Ambystoma barbouri* ning leidsid, et isendid, kes käitusid aktiivsemalt kiskjate puududes, olid aktiivsed ka kiskjate juuresolekul. Nakayama & Miyatake (2010) uurisid mardikaid *Callosobruchus chinensis* ning leidsid seose aktiivsuse ja paljunemisedukuse vahel. Vähemaktiivsed isendid teesklesid hirmutamise korral surnut sagedamini ja kauem ning olid seetõttu paljunemisedukuses kehvemad.

Enim uuritud isiksustüübiks on uuriv käitumine (*exploratory behaviour*; Gosling 2001; Sih *et al.*, 2004a,b; Dingemanse & Réale 2005; Groothuis & Carere 2005; Réale *et al.*, 2007 jt). Uuriv käitumine seisneb isendi valmisolekus uurida uudset keskkonda või objekti (sealhulgas toiduobjekte) ning on seotud hirmu, neofoobsuse ja aktiivsusega. Vastavalt sellele, kuidas isendid reageerivad uudsusle, võib loomi jagada vähem ja rohkem uurivamateks (Greenberg & Mettke-Hofmann 2001; Mettke-Hofmann *et al.* 2005). Uuriv käitumine on aluseks ümbritseva keskkonna tundmaõppimisel. Uurivamad isendid võivad suurema tõenäosusega avastada uusi elupaiku ja toiduobjekte, samas võib suurenenud tõenäosus langeda kiskja ohvriks (Réale *et al.* 2007).

Uuriva käitumise katsetes, nii looduses kui laboris, kasutatakse objekte, millega loom pole varem kokku puutunud (kunstlikud ning enamasti erksavärvilised, näiteks tennisepall, roosa panter, harjastega värvirullid; Fox *et al.* 2009; Tebbich *et al.* 2009; Vrublevska *et al.* 2014), uudset toitu või asetatakse ta uudsesse mitte-looduslikku keskkonda (avatud välja test) (Gosling 2001). Lindude puhul kasutatakse avatud välja testis kinniseid ruume, kuhu on lisatud ka kunstlikke puid (Both *et al.* 2005). Uurivat käitumist tuleks vaadelda hirmutavate stiimulite puudumisel (näiteks kiskjavabas keskkonnas), et seda oleks võimalik eristada julgusest (Conrad *et al.* 2011). Uurivat käitumist hinnatakse enamasti isendi latentsusajaga uue keskkonna või objektide uurimisel või uudse toidu tarbimisel (Réale *et al.* 2007). Näiteks Both *et al.* (2005) mõõtsid uurivuse

määramiseks avatud välja testis linnu lendamisi ja hüppeid kahe minuti jooksul. Van Oers *et al.* (2008) mõõtsid lisaks aega, mis kulus linnul kõikide puude läbimiseks.

2.3 Isiksuse seos sigimisedukuse, vanemhoole ja toitmiskäitumisega

See, kui palju poegi ja millises konditsioonis üles kasvatatakse ehk kui edukas on pesakond, sõltub lisaks keskkonna tingimustele (nt toidu kättesaadavus, kliima muutused) olulisel määral ka sellest, kui palju vanemad panustavad poegade eest hoolitsemisse (Gross 2005). Panustamisega kaasneb vanemate jaoks hind, sest kindlustades praegusele pesakonnale maksimaalse edukuse, jääb vähem ressursse järgmisteks sigimiskordadeks ja poegade üleskasvatamiseks (langeb vanema reproduktiivne kohasus; Trivers 1974, Godfray 1995). Seega esineb siin lõivsuhe, mis peaks panema paika vanemhoole optimaalse taseme ehk kui palju tasub praegusesse pesakonda investeerida. Siiski erinevad isendid (nii liikide vaheliselt kui ka liigisiselt) märkimisväärselt selle poolest, kui palju ja mil viisil nad järglaste eest hoolitsemisse panustavad (Gross 2005). Enamasti on see seletatav erinevate elukäigustrateegiatega kujunemisega evolutsioonis. Biparentaalse vanemhoolega liikidel (paljud linnuliigid, sealhulgas ka rasvatihased) hoolitsevad järglaste eest mõlemad vanemad ning siin on poegadesse investeerimise optimaalne tase kujunenud läbi sugude vahelise erinevuse (Berglund 2013). See, milliseks kujuneb lõivsuhe ehk kui suur on vanemliku hoolega kaasnev kasu ja hind, sõltub sellisel juhul eelkõige vanema soost. Sellele vaatamata püsib vanemlikus hoolitsuses isendite vahel erinevusi, mis ei ole sooga seletatavad (Patrick & Browning 2011).

Üheks potentsiaalseks varieeruvuse tekitajaks peetakse loomade isiksusi (Both *et al.* 2005; Hollander *et al.* 2008; Roulin *et al.* 2010; Patrick & Browning 2011). Kuna erinevused loomade käitumises on ajas ja erinevates kontekstides püsivad, võivad isiksustüübid avaldada olulist mõju vanemhoolega kaasnevale hinnale ja kasule ning seeläbi oluliselt mõjutada pesakonna edukust (Patrick & Browning 2011).

Mitmed tööd on leidnud seoseid vanema isiksuse ja pesakonna edukuse vahel. Näiteks on leitud oluline korrelatsioon rasvatihaste vanalindude uuriva käitumise ja sigimisikka jõudnud poegade arvu vahel (Dingemanse *et al.* 2004; Quinn *et al.* 2009). Both *et al.* (2005) leidsid, et vähem uurivamad emased rasvatihased kasvasid üles edukamaid pesakondi – nende pojad olid raskemad ja paremas konditsioonis kui emastel, kes olid

käitumiskatsetes rohkem uurivamad. Kuigi konkreetseid mehhanisme, mis vastutaksid vanema isiksuse ja pesakonna edukuse seoste eest, ei ole täielikult välja selgitatud, arvatakse, et kõige tõenäolisemalt vahendab neid kahte vanemhool koos sellele mõju avaldava isiksusega (Patrick & Browning 2011).

Seost isiksuse ja vanemliku hoole vahel on näidanud samuti mitmed tööd. Näiteks Benus & Røndigs (1996) uurisid laborihiiri (*Mus musculus*) ning nende isiksuse seoseid poegade eest hoolitsemisega. Emased hiired, kes olid agressiivsemad (selekteeritud agressiivse liini aretamise teel) olid poegade suhtes tähelepanelikumad ning hoolitsesid ja pesid nende karvastikku tihedamini kui vähem-agressiivsed emased. Hollander *et al.* (2008) uurisid rasvatihaste uurivat käitumist ning pesa ja poegade kaitsmist vaenlaste eest. Pesa kaitsmine on oluline osa vanemlikust hoolest, peegeldades endas lõivsuhet – pesa kaitses suureneb poegade ellujäämise tõenäosus, kuid samas kasvab vanemate risk ise vaenlase ohvriks langeda (Montgomerie & Weatherhead 1988). Töö tulemusena leiti, et isendid, kes olid uudse keskkonna uurimisel kiiremad ja pealiskaudsemad, käitusid pesa kaitses riskantsemalt kui need, kes uudse keskkonna uurimisel olid aeglasemad ja põhjalikumad. Kazama *et al.* (2012) leidsin, et agressiivsemad isased jaapani kajakad (*Larus crassirostris*) kaitsesid oma pesa ja toitsid poegi rohkem, kui mitteagressiivsed isendid.

Poegade toitmine on osa vanemhooldest ning on eriti oluline nendel liikidel, kelle pojad sõltuvad pärast ilmale tulekut vanematest (näiteks pesahoidjad linnud, sealhulgas rasvatihased; Gross 2005). Kuidas vanemad reageerivad poegade mangumiskäitumisele ning millist toitu (kui palju ja mis kvaliteediga) ning kui tihti poegadele tuuakse, võib vaadelda vanemate toitmiskäitumisena (Smith & Fretwell 1974; Estramil *et al.* 2013). Võib eeldada, et kui isiksusel on mõju vanemhoolele, on sel seos ka toitmiskäitumisega. Näiteks on välusidrikul (*Junco hyemalis*) leitud, et agressiivsemad isased tõid poegadele harvemini toitu (Ketterson *et al.* 1992).

Rohkem on uuritud isiksuse seost toitmiskäitumist kaudsemalt mõjutavate tegevustega, näiteks toiduotsingud, toimetulek muutuvate keskkonna tingimustega või territooriumi hõivamine (Groothuis & Carere 2005). Isendid, kes on edukad toiduotsingutes või taluvad paremini ebasoodsaid keskkonnaolusid ning on toitumistingimuste muutuste osas plastilisemad, toidavad suure tõenäosusega ka oma poegi edukamalt (Patrick & Browning 2011). Need omadused sõltuvad tihti aga isiksusest.

On leitud, et uurivama käitumisega isendite dieet on mitmekesisem ning sisaldab rohkem toitu, mida ei ole ümbritsevas keskkonnas palju või mis on raskesti kättesaadav,

aga samas kvaliteetsem (Mettke-Hofmann *et al.* 2002; Tebbich *et al.* 2009). Toidu otsimise oskused on samuti isiksuse poolt mõjutatud. Benus *et al.* (1990) uurisid labürindi katsetes laborihiirte üldist aktiivsustaset ning selle seost toiduotsingutega. Aktiivsematel isenditel kujunesid välja suurema tõenäosusega rutiinid, kasutades toidu otsimisel juba varem selgeks õpitud teid ja peidupaiku, samas kui vähemaktiivsed isendid olid suurema plastilisusega toidu otsingutel ning peidukohtade avastamisel. Ka rasvatihastel on leitud sarnane seos isiksuse ja toiduotsingute vahel (Marchetti & Drent 2000). Kõrgema uurivusega isenditel, kes olid ühtlasi ka agressiivsemad ja neofiilsemad, kujunesid toiduobjektide asukoha muutumise korral välja rutiinid, kasutades varem selgeks õpitud toitumisstrateegiat. Madalama uurivusega isendid muutsid aga otsimismustreid sagedamini ning laiendasid ka toiduotsingute ala.

Kuna kõrgema uurivusega isendid on tihti ka agressiivsemad ning agressiivsus võib tagada ressursside üle domineerimise (sealhulgas ka kvaliteetsemate territooriumite) (Scales *et al.* 2013), on võimalik, et kõrgema uurivusega isendid hõivavad paremaid territooriume. Dingemanse & de Goede (2004) ja Both *et al.* (2005) järeldasid oma tööde tulemuste põhjal, et suure tõenäosusega see nii ka on – kõrgema uurivusega rasvatihased on kvaliteetsete territooriumite hõivamises edukamad, samas on madalama uurivusega isendid edukamad poegade kasvatajad.

Kuigi kaudsete mehhanismide kaudu võib väita, et isiksusel on seos toitmiskäitumisega, on siiski oluline uurida ka isiksuse otseseid seoseid. Seni on uuritud rasvatihaste isiksuse mõju ainult toitmissagedusele (Patrick & Browning 2011). Toitmissagedus üksi ei ole aga kindlasti parim toitmiskäitumise näitaja (Mägi *et al.* 2009; Wilkin & Sheldon 2009; Sisask *et al.* 2010), seetõttu on antud töö eesmärgiks lisaks toitmissagedusele uurida ka poegadele toodavat toitu.

3. Materjal ja metoodika

3.1 Uuritav liik

Rasvatihane (*Parus major*) on monogaamne territoriaalne värvuline, kes pesitseb nii puuõõnsustes kui pesakastides. Mõlemad vanemad toidavad poegi lennuvõimestumiseni (18-20 päeva; Rootsmäe & Veroman 1974). Poegi toidetakse peamiselt putukate ja ämblikutega, levinuimaks toiduks on röövikud ja liblikad (Wilkin *et al.* 2009).

Rasvatihaseid kasutatakse väga paljudes uuringutes mudelliigina, sest nad on laialt levinud, pesitsevad meeleldi inimese ülespandud pesakastides ning neil esineb suguline dimorfism (Gosling 2001). Käitumisuuringutes on lisaks eelmainitule nende kasutamise eeliseks ka see, et nende käitumisökoloogia on hästi teada; nende isiksuste variatsioon ning käitumismustrid sarnanevad paljude teiste liikidega (Groothuis & Carere 2005).

3.2 Uurimisala ja välitööde metoodika

Kõik antud töö jaoks läbiviidud välitööd ja katsed teostati 2013. aasta kevad-suvel uurimisalal, mis asub Pärnumaal, Kilingi-Nõmme linna ümbruse metsades (58°7' N, 25°5' E). Uurimisala metsad jagunevad leht- ja okaspuistuteks, kusjuures okasmets paikneb suurema massiivina, lehtmets väiksemate mosaiiksete laikudena põllumajandusmaade vahel või ojade kallastel. Pesakastid paiknevad uurimisalal „liinidena“, mis kulgevad enamasti piki maanteeeservi, metsavaheteid ja metsasihte. Uurimisalal kasutatakse puidust valmistatud standardseid pesakaste, mille sisemised mõõtmed on 11x11x30 cm ning lennuava läbimõõt 3,5-4,0 cm. Pesakastid paiknevad reeglina liinidel paralleelselt mõlemal pool teed puu tüvedel 1,5-1,7m kõrgusel, kastide vahe üksteisest on 50-60m.

3.3 Käitumiskatsed

3.3.1 Katseruum

Katsete jaoks ehitati Dingemanse *et al.* (2002) järgi spetsiaalne katseruumis mõõtmatega 4,0x2,4x2,3m. Katseruumil oli läbipaistvast peeglist aken (mõõtmatega 15x120 cm), mille

kaudu oli võimalik jälgida ruumis toimuvat, kuid ruumist välja samal ei näinud. Ruumi pääses uksest (0,9x2,0m). Ruumi laes paiknesid valgustid. Linnud sisenesid katseruumi lükanduksega kaetud avast (15x15cm). Katseruumi paigutati viis tehispuud kõrgusega 1,5 m, igal puul oli neli 20 cm pikkust ja 1,5 cm läbimõõduga oksa. Oksad paiknesid paaridena puu vastaskülgedel, moodustades nõ ülemise ja alumise oksa. Ülemine oks asus puu ladvast 5 cm ja alumine 25 cm allpool.

3.3.2 Käitumiskatsetest üldiselt

Lindude isiksuskatsed viidi läbi enne pesitsushooaja algust. Selleks püüti linde öösel enne pesitsemise algust (vahemikust 02.04–04.05), mil linnud ööbivad sagedasti pesitsusterritooriumitel või selle lähedal asuvates pesakastides. Ööpüügiga alustati pärast päikse loojumist, püügid jäid ajavahemikku 21:00–00:00. Ööpüügi käigus kontrolliti kõiki uurimisalal paiknevaid pesakaste ning kastides ööbivad linnud toodi laborisse. Selleks asetati metsas lind riidest kotti ja hoiti pimedas kuni laborisse jõudmiseni. Laboris linde kaaluti (0,01 g täpsusega), mõõdeti nende jooksmes- ja tiivapikkus (0,01 mm täpsusega) ning vere hemoglobiini tase. Pärast mõõtmisi pandi iga lind eraldi puuri (27 x 51 x 55 cm). Puure hoiti öö läbi pimedas ja jahedas ruumis kuni hommikuni, mil algasid käitumiskatsed. Pisteline kontroll näitas, et puurides ööbivad linnud olid rahulikud või magasid.

Käitumiskatsed viidi läbi ööpüügile järgneval hommikul ajavahemikus 05:30-11:00. Iga linnuga viidi läbi 2 järjestikkust käitumiskatset. Kõigepealt jälgiti linnu reaktsiooni ja käitumist uudses keskkonnas (katseruum). Seejärel asetati katseruumi linnu jaoks uudne objekt (neoonroosa Eppendorfi tuubide säilitamise karp) ning jälgiti linnu käitumist selle suhtes. Kogu linnu tegevus protokolliti ja filmiti (vajadusel kontrolliti või täiendati protokollide videote põhjal). Külastatud puude arv esimese 2 minuti jooksul on kõige levinum viis uuriva käitumise kvantitatiivseks määratlemiseks uudse keskkonna katsetes (Groothuis & Carere 2005; Guilette *et al.* 2009). Külastatud puude arv koos hüpete, lendude ja hääbitsuste hulga iseloomustavad linnu üldist aktiivsust (Sih *et al.* 2004a,b).

3.3.3 Käitumiskatsed uudses keskkonnas

Enne pimedast ööbimisruumist välja toomist, kaeti linnu puur kangaga, et minimeerida linnu häirimist inimese poolt. Kangaga katud puur toodi (transportimise distantis 4m) pimedasse laborisse, avati puuri uks ja puur asetati katseruumi seinal asuvale konstruktsioonile nii, et puuri avaus oli kohakuti katseruumi sisenemise avaga, mis oli suletud, seega polnud võimalik linnul avatud puuriuksest välja saada. Seejärel lasti linnul 2 minutit rahuneda; sel ajal ei liikunud katse läbiviijad laboris ringi ja ei tekitanud lärmi. Kahe minuti möödudes avati katseruumi sisenemisava ja oodati kuni 2 minutit linnu sisenemist katseruumi (katseruumis põles samal ajal tehisvalgus). Linnu puurist katseruumi sisenemiseks kulunud aeg fikseeriti. Kui lind kahe minuti jooksul ruumi ei sisenenud, siis käega õrnalt puuri riivates peletati lind puurist katseruumi ning katseruumi sisenemisava suleti. Katseruumis toimuv linnu tegevus salvestati videokaameraga.

Esimese 2 minuti jooksul fikseeriti kogu linnu tegevus (lennud ja kõik linnu peatuspaigad). Võimalikud peatuspaigad olid: 5 erinevat puud; iga puu 4 erinevat oksa; katseruumi 4 seina; lagi; põrand; vaatlusaken; laelamp. Lisaks registreeriti linnu häälsused. Kui lind külastas 2 minuti jooksul kõiki puid (mitte selle kõiki oksa), lõpetati katse. Kui ei, siis jälgiti lindu, kuni ta oli külastanud kõiki puid (vastav aeg fikseeriti), kuid kokku mitte kauem kui 5 minutit. Kui lind ei külastanud 5 minuti jooksul kõiki puid, siis katse lõpetati ning katseruumi valgus kustutati. Peale ruumi pimendamist lõpetasid linnud liikumise.

3.3.4 Käitumiskatsed uudse objektiga

Pimedasse katseruumi sisenes isik ja asetas ühele puule rasvatihase jaoks tundmatu objekt (neoonroosa Eppendorfi tuubide säilitamise karp). Karp asetati alati ühele ja samale puule ning isik kandis alati samu riideid. Peale isiku väljumist lasti linnul 2 minutit pimedas katseruumis rahuneda. Seejärel pandi tuli põlema, fikseeriti linnu asukoht katseruumis ning tardumuseks kulunud aeg. Tardumus on käesolevas töös defineeritud kui aeg, mis kulus linnul liikuma hakkamiseks peale tule süttimist. Pärast tardumust korraldati sama protsessi, mis uudse keskkonna katse puhul - fikseeriti 2 minuti jooksul kõik linnu peatumispaigad.

Taaskord, kui lind külastas selle aja jooksul kõiki puid, siis katse lõpetati. Kui ei, siis jälgiti lindu seni, kuni ta oli külastanud kõiki puid, kuid mitte kauem kui 5 minutit.

Ühe linnuga kõikide käitumiskatsete tegemiseks kulunud aeg jäi 15–20 minuti piiresse. Peale käitumiskatse lõppu linnud mõõdeti ja kaaluti uuesti, kiibistati (ei käsitleta siinses töös) ja vabastati pesakasti vahetus läheduses, kust lind oli püütud. Laboris ööbides ega katseruumis ei hukkunud mitte ükski lind. Püügihetkest linnu vabastamiseni jäänud aeg oli keskmiselt 10 tundi.

3.4 Pesitsusandmestiku kogumine

Pesitsushooajal külastati lindude poolt asustatud pesakaste regulaarselt, et määrata munemise algus, kurna suurus ning poegade koorumisaeg ja poegade arv. Pojad kaaluti ja mõõdeti (kaal, jookse, tiib) 15-päevastena. Vanalindude püüdmiseks kasutati pesakastilõksu. Vanalinnud püüti, mõõdeti ja kaaluti ajal, mil pojad olid 7 päeva vanused.

3.5 Toitmiskäitumise jälgimine

Vanalindude toitmiskäitumist filmiti kui pojad olid 10-päevased. Vähemalt 24 tundi enne filmimist paigutati pesakasti ja selle peale filmimiseks vajalik varustus. Eelnevad uuringud (Mänd *et al.* 2013) on näidanud, et 24 tundi on piisav, et linnud harjuksid filmimisatribuutikaga. Pesakasti tagaseinale paigutati peegel (5x5cm) 45 kraadise nurga all, mis võimaldas ülevalt alla vaadates näha pesakasti ava seest poolt. Ava kõrvale asetati millimeeter skaala (5x25mm), mis võimaldas hilisemal toiduobjektide analüüsil hinnata objektide suurust. Pesakasti kaas asendati filmimiseks kohandatud kaane imitatsiooniga, millel oli ava kaamera ja valgustuse jaoks. Kaamera varjamiseks ja kaitsmiseks asetati kaanele omakorda vineerist kate (mõõtmetega 15x15x15cm). Filmimise päeval asendati imitatsioon-kaas spetsiaalse filmimiseks mõeldud kaanega. Peale filmimist pandi pesakastile tagasi algne kaas.

Toitmiskäitumise filmimine kestis u 1 tund. Selle aja jooksul registreeriti kõik vanalindude pesakülastused, määrati (kui see oli võimalik) ja mõõdeti poegadele toodavad

toiduobjektid ning määrati vanalinnu sugu. Silindrilaadse kehaga toiduobjektide puhul (röövikud ja liblikad) arvutati mõõtmistulemuste põhjal objektide ligikaudne ruumala.

3.6 Statistiline andmeanalüüs

Katseruumis mõõdetud käitumistunnustega viidi läbi peakomponentanalüüs (*principal component analysis, PCA*), seda eraldi nii uudse keskkonna kui ka uudse objekti katse jaoks. Peakomponendid arvutati katseruumis mõõdetud aktiivsusnäitajate põhjal, milleks olid: (1) katse jooksul külastatud puude arv; (2) lendude arv; (3) hüpete arv; (4) häälistsuste arv; kõik vastavad näitajad arvutati katseruumis veedetud aja kohta, et välistada katse kestuse mõju. Mõlema katse jaoks saadi peakomponentide kujul kaks uut muutujat: peakomponent 1 ja 2 (edaspidi pc1 ja pc2), mis uudse keskkonna puhul seletasid ära 73% kogu varieeruvusest (pc1 vastavalt 46% ning pc2 27%) ning uudse objekti puhul 81% (pc1 58% ning pc2 23%). Pc1 sai koondnimetuseks „üldine aktiivsus“, sest korreleerus külastatud puude arvu (omavektor (*eigenvector*): -0,301), lendude arvu (-0,546) ja hüpete arvuga (-0,633). Suuremad pc1 väärtused tähistavad suuremat aktiivsust. pc2 sai koondnimetuseks „vokaalne aktiivsus“, sest korreleerus häälistsuste arvuga (omavektor: 0,604). Pc2 sobib iseloomustama linnu vokaalset aktiivsust paremini kui häälistuste arv iseseisva tunnuseks, sest selle arvutamisel on arvesse võetud ka teisi aktiivsuseparameetreid. Suuremad pc2 väärtused tähistavad suuremat vokaalset aktiivsust.

Kuna andmed olid normaaljaotusega, kasutati parameetrilisi teste. Peakomponentide erinevate seoste testimisel kasutati Pearsoni korrelatsiooni ning p-väärtused kohandati Bonferrooni korrigeerimise abil. Biotoobi mõju testimisel kasutati GLM analüüsi. Vokaalse aktiivsuse ja biotoobi interaktsiooni testimisel kasutati korduvmõõtmistega ANOVAt ning gruppidevaheliste erinevuste tuvastamiseks kasutati *post-hoc* testi (Tukey HSD).

Toitmisandmestiku analüüsimisel keskenduti röövikutele ja liblikate, sest need moodustavad suure osa poegadele toodavast toidu hulgast (Sisask *et al.* 2010). Andmeanalüüsis kasutati toitmiskäitumise andmeid arvutatuna ühe pesapoja kohta tunnis, et välistada pesakonna suuruse mõju tulemustele. Rüüstatud ja mahajäetud pesi analüüsi ei kaasatud. Käitumiskatsete ja pesitsustulemuslikkuse vaheliste seoste tulemuste analüüsidesse kaasati ainult emaslinnud (N=45), sest ühtegi käitumiskatsetes osalenud isaslindu ei õnnestunud pesitsemas tabada. Toitmiskäitumist jälgiti kokku 22 pesas ja andmestik piirdub vaid esimeste kurnadega.

Kõik statistilised analüüsid teostati programmiga STATISTICA 12 (Statsoft Inc. 2007).

4. Tulemused

Selleks, et välja selgitada isiksuse seost toitmiskäitumisega, analüüsiti peakomponentide korrelatsioone toitmiseduse ja poegadele toodud toiduga. Nii uudse keskkonna kui uudse objekti peakomponentide (pc1 ja pc2) ja toitmiskäitumise näitajate vahel ei esinenud olulisi seoseid (Tabel 1).

Tabel 1. Uudse keskkonna ja uudse objekti peakomponentide (pc1 ja pc2) korrelatsioonid toitmiskäitumise parameetritega.

	Uudne keskkond				Uudne objekt			
	PC1		PC2		PC1		PC2	
	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
Toitmisedus*	-0,42	0,07	0,07	0,77	0,29	0,22	0,04	0,87
Keskmise rõõviku ruumala (mm ³)	-0,04	0,88	-0,44	0,06	-0,16	0,49	-0,16	0,5
Keskmine rõõviku ruumala poja kohta (mm ³)	-0,03	0,91	-0,45	0,06	-0,25	0,33	-0,18	0,48
Kõikide rõõvikute ruumala summa (mm ³)	-0,28	0,23	0,07	0,79	0,4	0,08	0,28	0,23
Kõikide rõõvikute ruumala summa poja kohta (mm ³)	-0,36	0,14	0,12	0,62	0,42	0,08	0,28	0,27
Keskmise liblika ruumala (mm ³)	-0,2	0,4	-0,24	0,31	-0,18	0,44	-0,18	0,45
Keskmine liblika ruumala poja kohta (mm ³)	-0,19	0,46	-0,29	0,24	-0,2	0,43	-0,2	0,43
Kõikide liblikate ruumala summa (mm ³)	-0,28	0,24	-0,16	0,51	-0,05	0,84	-0,11	0,64
Kõikide liblikate ruumala summa poja kohta (mm ³)	-0,27	0,28	-0,2	0,42	-0,05	0,83	-0,12	0,63

* Emase toitmisedus minutis 1 poja kohta (aeg arvutatud esimesest külastusest).
Valimisuurus N = 20.

Analüüsiti ka peakomponentide seost emalinnu enda parameetritega (jooksme ja tiiva pikkus, mass ja hemoglobiin; Tabel 2). Esialgu leiti oluline seos uudse objekti pc2 ja emalinnu hemoglobiini taseme vahel (Pearson: $r = 0,38$; $N = 36$; $p = 0,02$), kuid rakendades Bonferroni korrektsiooni (*sequential Bonferroni correction*) ei olnud seos enam statistiliselt oluline. Ei leitud olulisi seoseid ka peakomponentide ja pesitsuse tulemuslikkuse vahel (kurna suurus, lennuvõimestunud poegade arv, poegade jooksme ja tiiva pikkus ning poegade mass; Tabel 3).

Kõigil kolmel juhul (peakomponentide seos kas toitmiskäitumise, ema parameetrite või pesa edukuse näitajate vahel) testiti korrelatsioone ka elupaiga kaupa, kuid ka siis ei ilmnunud olulisi seoseid.

Tabel 2. Uudse keskkonna ja uudse objekti peakomponentide (pc1 ja pc2) korrelatsioonid emalinnu parameetritega.

Ema parameetrid	Uudne keskkond						Uudne objekt					
	pc1			pc2			pc1			pc2		
	<i>r</i>	<i>N</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>N</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>N</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>N</i>	<i>p</i>
Jooksme pikkus (mm)	-0,08	36	0,63	0,3	36	0,08	-0,09	36	0,59	0,08	36	0,66
Tiiva pikkus (mm)	0,24	34	0,17	0,09	34	0,61	-0,15	34	0,4	-0,23	34	0,19
Mass (g)	0,11	36	0,53	0,18	36	0,3	-0,12	36	0,49	-0,26	36	0,12
Hemoglobiin	<0,01	36	0,98	0,06	36	0,73	-0,13	36	0,45	0,38	36	0,02

Tabel 3. Uudse keskkonna ja uudse objekti peakomponentide (pc1 ja pc2) korrelatsioonid pesa edukuse parameetritega.

	Uudne keskkond						Uudne objekt					
	pc1			pc2			pc1			pc2		
	<i>r</i>	<i>N</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>N</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>N</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>N</i>	<i>p</i>
Kurna suurus	-0,07	45	0,63	-0,06	45	0,7	<0,01	45	1	0,29	45	0,06
Lennuvõimestunud poegade arv	-0,16	34	0,36	-0,25	34	0,16	0,29	34	0,1	0,06	34	0,73
Jooksme pikkus (mm)	0,08	37	0,66	0,27	37	0,1	-0,09	37	0,61	0,01	37	0,93
Tiiva pikkus (mm)	0,23	37	0,18	-0,14	37	0,4	0,03	37	0,84	0,03	37	0,86
Mass (g)	0,15	37	0,39	0,28	37	0,1	0,09	37	0,61	0,18	37	0,29

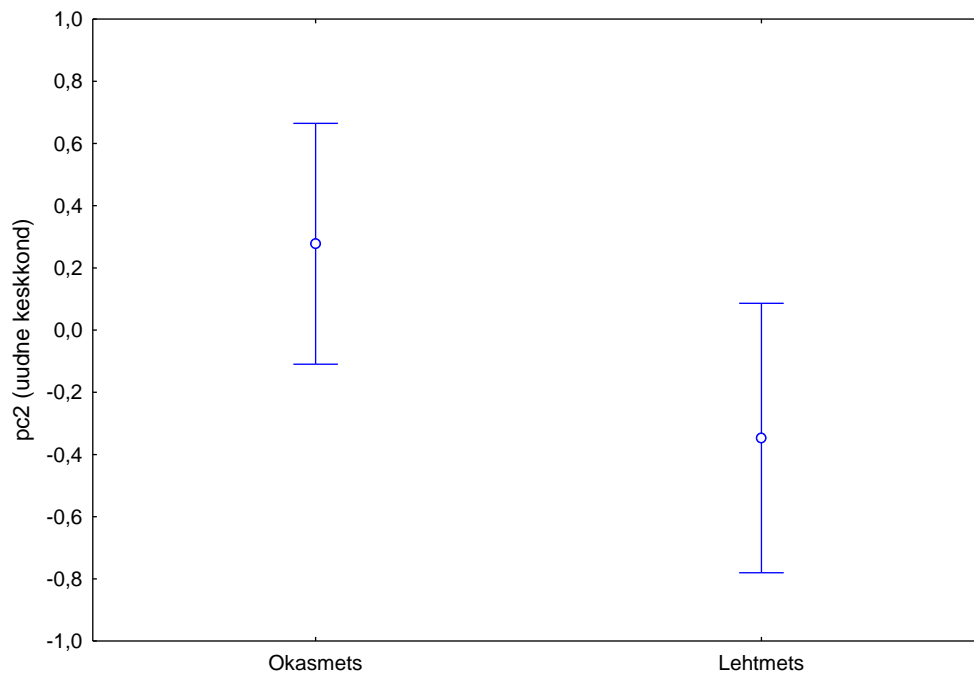
Analüüsides biotoobi (leht- ja okasmets) mõju emaste aktiivsusele (pc1 ja pc2), toitmiskäitumisele, pesitsusedukusele ning emalinnu parameetritele, ilmes oluline biotoobi mõju ainult uudse keskkonna pc2-le ($F_{1,43} = 4,7$; $p = 0,04$; Tabel 4; Joonis 1). Analüüsides käitumise muutlikkust kahe käitumiskatse vahel (korduvmõõtmistega ANOVA) ilmnis pc2 puhul oluline biotoobi ja katseseeria interaktsioon ($F_{1,43} = 12,0$; $p = 0,001$), mis näitas, et uudses keskkonnas häälitsevad rohkem okasmetsast püütud emased, kuid uudse objekti

juuresolekul olid häälekamad lehtmetsast püütud linnud (Joonis 2). Post-hoc testiga gruppe omavahel võrreldes aga statistiliselt olulisi erinevusi ei ilmnenud.

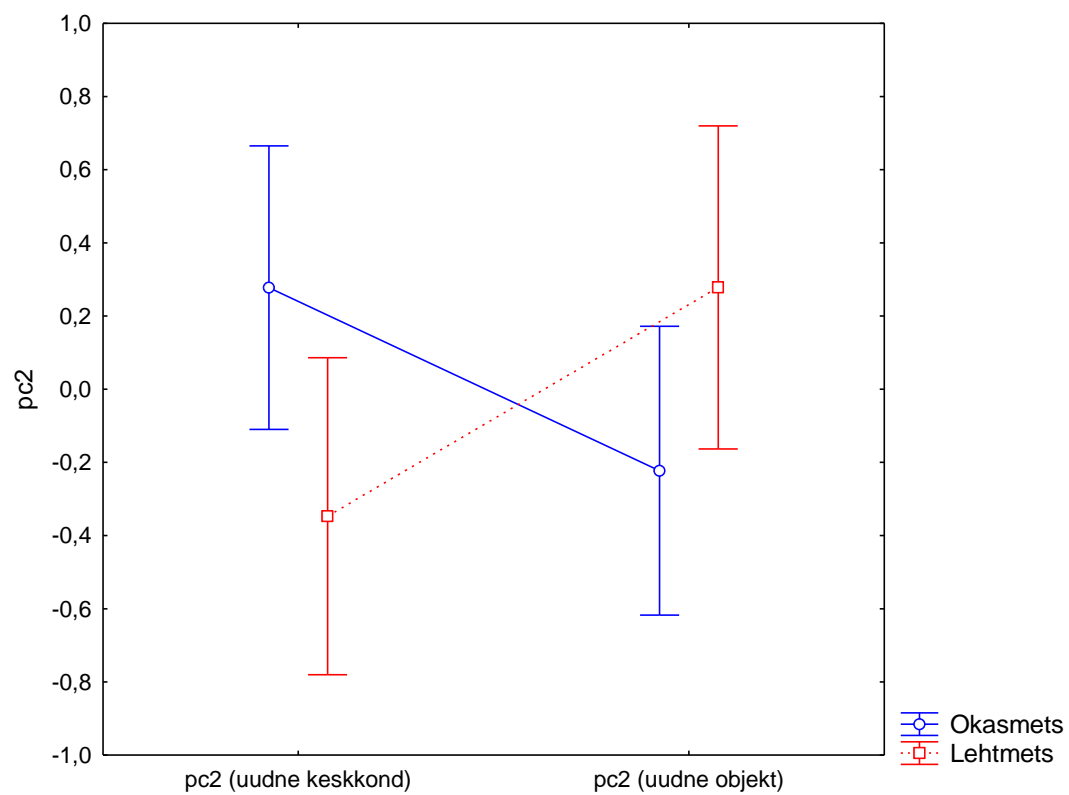
Tabel 4. Biotoobi mõju peakomponentidele, toitmiskäitumise näitajatele, poja ja ema parameetritele.

	df (mudel, viga)	F	p
pc1 (uudne keskkond)	1,43	0,58	0,45
pc2 (uudne keskkond)	1,43	4,7	0,04
pc1 (uudne objekt)	1,43	0,03	0,87
pc2 (uudne objekt)	1,43	2,91	0,09
Keskmise rööviku ruumala (mm ³)	1,19	0,84	0,37
Keskmine rööviku ruumala poja kohta (mm ³)	1,17	1,39	0,26
Kõikide röövikute ruumala summa (mm ³)	1,19	0,48	0,50
Kõikide röövikute ruumala summa poja kohta (mm ³)	1,17	0,53	0,48
Keskmise liblika ruumala (mm ³)	1,19	0,00	0,95
Keskmine liblika ruumala poja kohta (mm ³)	1,17	0,00	0,97
Kõikide liblikate ruumala summa (mm ³)	1,19	0,00	0,97
Kõikide liblikate ruumala summa poja kohta (mm ³)	1,17	0,02	0,90
Toitmissagedus	1,19	2,82	0,11
Kurna suurus	1,43	0,45	0,51
Lennuvõimestunud poegade arv	1,33	0,04	0,84
Poja jooksmise pikkus (mm)	1,36	0,26	0,61
Poja tiiva pikkus (mm)	1,36	1,60	0,22
Poja mass (g)	1,36	0,19	0,67
Ema jooksmise pikkus (mm)	1,35	< 0,01	0,94
Ema tiiva pikkus (mm)	1,33	0,44	0,51
Ema mass (g)	1,35	0,28	0,60
Ema hemoglobiin (g/L)	1,35	0,54	0,47

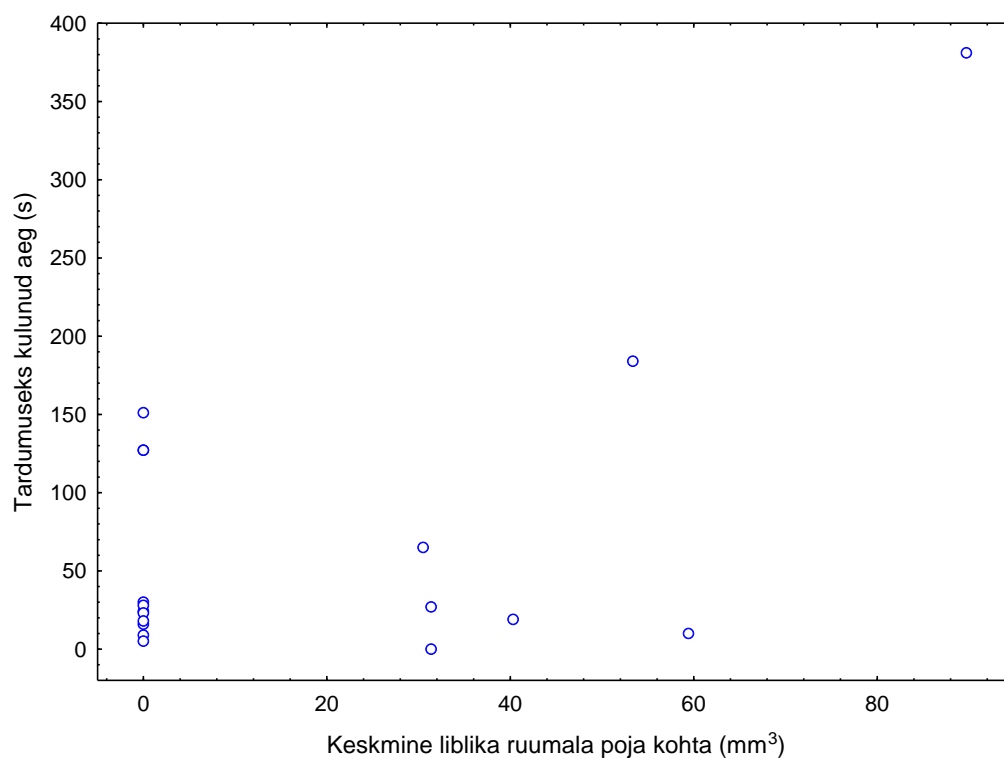
Analüüsi ka uudse objekti katses tardumuseks kulunud aja ning poegadele toodud toidu vahelisi seoseid ning leiti oluline seos keskmise liblika ruumala (poja kohta) ning tardumuseks kulunud aja vahel ($r = 0,56$; $N = 20$; $p = 0,02$; Joonis 3). Täheldada on ka samasuunalist trendi kõikide poegadele toodud liblikate summa ja tardumuseks kulunud aja vahel (Tabel 5).



Joonis 1. Biotoobi (okas- ja lehtmets) mõju uudse keskkonna peakomponendile (pc2). Vurrud tähistavad 95% usalduspiire.



Joonis 2. Biotoobi (leht- ja okasmets) ja uudse keskkonna ja uudse objekti pc2 katseseeria interaktsioon. Vurrud tähistavad 95% usalduspiire.



Joonis 3. Korrelatsioon keskmise liblika ruumala (poja kohta) ning tardumuseks kulunud aja vahel.

Tabel 5. Korrelatsioonid uudse objekti katses tardumuseks kulunud aja ning poegadele toodud toidu vahel.

	r	N	p
Keskmise rööviku ruumala (mm ³)	0,26	20	0,27
Keskmine rööviku ruumala poja kohta (mm ³)	0,38	20	0,12
Kõikide röövikute ruumala summa (mm ³)	-0,34	20	0,15
Kõikide röövikute ruumala summa poja kohta (mm ³)	-0,31	20	0,20
Keskmise liblika ruumala (mm ³)	0,51	20	0,02
Keskmine liblika ruumala poja kohta (mm ³)	0,56	20	0,02
Kõikide liblikate ruumala summa (mm ³)	0,41	20	0,07
Kõikide liblikate ruumala summa poja kohta (mm ³)	0,44	20	0,07

5. Arutelu

Antud magistritöö eesmärgiks oli eksperimentaalselt uurida, kas ja kuidas rasvatihaste isiksusomadused mõjutavad toitmiskäitumist ja pesa edukust ning kas see mõju avaldub erinevalt leht- ja okasmetsas pesitsejatele. Hoolimata paljudest uurimustest ja kogunevaist asitõendist, et isiksusel on mõju vanemhoolele, antud töö seda ei kinnita.

Ei leitud seost emalinnu üldise ja vokaalse aktiivsuse ning toitmiskäitumise, pesitsusedukuse ja ema enda parameetrite vahel. Seoseid ei ilmnenud ka siis, kui emalinnud jagati leht- ja okasmetsa kaupa kaheks grupiks. Biotoobil puudus mõju toitmiskäitumisele. Seega eri biotoopides pesitsevad emased ei erine oluliselt selle poolest, kui tihti, kui palju ja kui kvaliteetset toitu nad oma poegadele toovad. Biotoobil puudus ka mõju emalinnu enda parameetritele ehk emased ei erinenud leht- ja okasmetsas oma kehakaalu, tiiva ja jooksmepikkuse ning hemoglobiini taseme poolest.

Põhjusi, miks antud töö seoseid ei leidnud, on mitu. Üheks oluliseks mõjutajaks on kindlasti see, et meil ei õnnestunud pesitsevate isaste isiksusi hinnata. Biparentaalsel liikidel on suguline valik oluliseks isiksuse kujundajaks evolutsioonis (Schuett *et al.* 2010). Seetõttu on oluline uurida mõlema vanema isiksust ja isiksuste omavahelist sobivust ning selle mõju pesakonna edukusele. Näiteks võivad mingid kindlad vanemate isiksuste kombinatsioonid tagada parema tööjaotuse poegade eest hoolitsemisel. Nii on leitud, et need sebra-amadiinide (*Taeniopygia guttata*) paarid, kellel olid sarnased isiksusomadused, kasvasid üles paremas konditsioonis ja suurema kehakaaluga poegi (assortatiivne paardumine; Schuett *et al.* 2011). Kõige suurema edu tagas kõrge uurivustasemega agressiivsete isendite kooslus. Both *et al.* (2005) leidsid sarnase seose ka rasvatihastel, kuid neil olid poegade üleskasvatamises edukad need paarid, kes olid uurivuse teljel kas ühes või teises otsas (kas kõrge või madala uurivusega). Järelikult tuleks isiksuse mõju hindamisel pesitsemisedukusele ja toitmiskäitumisele uurida mõlema vanema isiksust ja nende kombinatsioone. Kuna aga antud töö jaoks läbiviidud käitumiskatsetes osalenud isastest ükski pesitsema ei hakanud, ei ole meil võimalik välja selgitada, milliste omadustega isendid paare moodustasid. Oletades, et ka meie rasvatihaste populatsioonis võib olla seos vanemate isiksuste kombinatsiooni ja pesakonna edukuse vahel, võib see seletada, miks emaseid üksikuna vaadates ei leitud olulisi korrelatsioone. Näiteks võis emane, kes oli aktiivne ja kõrge uurivusega (seega hüpoteesi kohaselt hea järglaste kasvatamises ja toitmisel), olla paaris isasega, kes oli vastupidise isiksusega, mis tõttu

moodustasid nad disassortatiivse paari ja polnud seega nii edukad toitmiskäitumises ja poegade üleskasvatamises.

Antud töös ei pruukinud ilmnedagi olulisi seoseid isiksusega ka seetõttu, et tegu oli rasvatihaste jaoks keskkonnatingimuste suhtes hea aastaga. Arvatakse, et viisiks, kuidas erinevad isiksused populatsioonis säilivad, on nende vahelduv eelis muutuvate keskkonna tingimuste suhtes (Dingemanse & Réale 2005). Näiteks kehvades toidutingimustes on edukamad ühes isiksuse skaala otsas olevad isendid, territooriumi konkurentsi tingimustes teised. Kuna toidu- ja pesitsustingimused olid head, ei eristunud isendid oma isiksuse poolest nii selgelt kui seda oleks olnud näiteks vähese toiduga aastal. Nii leidsid Kazama *et al.* (2012) erinevused jaapani kajaka isiksustes ainult halbade toidutingimustega aastal, heal aastal toitsid nii agressiivsed kui mitteagressiivsed isased oma poegi ühte moodi.

Tehislikes tingimustes mõõdetud isiksusomadused ei pruugi alati peegeldada looduses toimuvat (Niemelä & Dingemanse 2014). Isiksuse üheks omaduseks on selle muutumatus erinevates olukordades ja kontekstides (Groothuis & Carere 2005). Seetõttu võiks eeldada, et laboris saadud tulemused võib üle kanda loomulikele olukordadele looduses. Paljud tööd on seda ka tõestanud, näidates seoseid loomade käitumises laboris kui ka looduses (Herborn *et al.* 2010, Dingemanse *et al.* 2012; van Overveld & Matthysen 2013 jt). Käitumiskatseid eelistatakse teostada labori tingimustes, sest nii on võimalik minimaliseerida juhuslike faktorite mõju tulemustele. Tuleks siiski arvestada, et kui loom on lahutatud oma looduslikust keskkonnast, mille tingimustes jaoks need isiksusomadused on arenenud, ei pruugi tema käitumine alati peegeldada loomulikes olukordades toimuvat. Näiteks võib avatud välja testi vaadelda kui äärmuslikku uut keskkonda ning linnul võib sellises olukorras avalduda käitumises variatsioone ja omadusi, mis looduses avalduvad harva või üldse mitte (Niemelä & Dingemanse 2014). Sellistes katseruumi tingimustes käitumisuuringuid ei ole meie rasvatihaste peal aga varem sooritatud ning seega pole meil varasemaid töid, mille põhjal väita, et just sellistes tingimustes avaldunud isiksusomadused on ülekantavad loodusesse. Seetõttu võib tehislikke tingimusi pidada üheks põhjuseks, miks antud töös püstitatud hüpoteese polnud võimalik tõestada.

Patrick & Browning (2011) uurisid rasvatihaste uurivat käitumist ja selle mõju vanemate toitmiskäitumisele. Kuigi nemad võtsid isiksuse aluseks uuriva käitumise, oli see sarnane siin töös analüüsitud üldisele aktiivsusele (uudse keskkonna pc1) – ka nemad arvutasid selle peakomponendina uudse keskkonna katsetes mõõdetud näitajate põhjal (lendude arv, hüpete arv ja külastatud objektide arv). Erinevalt meie tööst, õnnestus neil uuringutesse kaasata isaslinnud. Sellegi poolest ei ilmnenu ka neil isiksuse ja

toitmiskäitumise vahel seoseid. Peamise põhjusena leidsid nemad, et kuigi paljud tööd on leidnud rasvatihastel isiksuse mõju vanemhoolele, võib see olla populatsiooni spetsiifiline. See tähendab, et korrelatsioonid erinevate isiksusomaduste vahel ning nende mõju erinevatele eluaspektidele võivad esineda ühes populatsioonis ja puududa. Näiteks leidsid Dingemanse *et al.* (2007), et ogalikel (*Gasterosteus aculeatus*) esinev positiivne korrelatsioon agressiivsuse ja uuriva käitumise vahel puudub osades madala riskiga populatsioonides. Patrick & Browning (2011) eeldasid, et nende uurimisala (Inglimaa, Oxfordshire'i maakond) rasvatihaste populatsioonis puudub uurival käitumisel oluline mõju vanemhoolele ning toitmiskäitumist võivad mõjutada töös mitte uuritud isiksusomadused. Seda toetavad ka varasemad tööd sama populatsiooniga (Quinn *et al.* 2009). Kuivõrd see võiks olla nii ka meie rasvatihaste populatsioonis, on keeruline väita, sest puuduvad varasemad tööd isiksuse ja vanemhoole seoste alal. Siiski võib seda kaaluda ühe põhjendusena, sest võib olla tõenäoline, et meie populatsioonis mõjutab vanemhoolt ja toitmiskäitumist hoopis mingid muud isiksusomadused, mida meie katsetega välja ei õnnestunud selgitada. Edaspidised tööd antud populatsiooniga annavad sellele küsimusele kindlasti vastuse.

Analüüsides biotoobi (leht- ja okasmets) mõju emaste aktiivsusele, ilmes, et uudses keskkonnas oli vokaalne aktiivsus suurem okasmetsas pesitsevatel emastel. Samuti leiti kahe katse võrdlusel, et kui uudses keskkonnas häälitsesid rohkem okasmetsast püütud emased, siis uudse objekti juuresolekul olid häälekamad lehtmetsast püütud linnud. Akustilise adaptatsiooni hüpoteesi kohaselt modifitseerivad linnud oma häälitsusi vastavalt biotoobile ja selle omadustele (Morton 1975). Okas- ja lehtmets erinevad teineteisest oluliselt oma tiheduse ja seega ka helilainete läbitavuse poolest. Seetõttu on tõenäoline, et okas- ja lehtmetsas pesitsevad linnud erinevad oma vokaalse aktiivsuse poolest. Tihedusest tulenevalt erinevad need kaks biotoopi ka selle poolest, kui palju varieeruvust antud keskkond pakub, varieeruvus on lehtmetsas kindlasti kõrgem. Järelikult võivad erinevates biotoopides pesitsejad erineda ka selle poolest, kui palju neil tuleb ette uudseid keskkondi. Seetõttu võivad leht- ja okasmetsas pesitsejad reageerida uudsele keskkonnale ja uudsele objektile erinevalt.

Oluline positiivne seos leiti emase poolt ühe poja kohta toodud liblikate keskmise ruumala ja tardumuseks kulunud aja vahel. Trend oli olemas ka liblikate summaarse ruumala ja tardumuse vahel. Seega need emased, kes uudse objekti katses olid kauem tardunud (kulus rohkem aega liikuma hakkamiseks peale tule süttimist), tõid oma poegadele rohkem ja suuremaid liblikaid. Tardumust ehk latentsust on kasutatud mitmes

töös ühe isiksust peegeldava näitajana (Mettke-Hoffmann *et al.* 2002; Tebbich *et al.* 2009). Nii Mettke-Hoffmann *et al.* (2002) kui ka Tebbich *et al.* (2009) leidsid oma uurimustes, et mida väiksem oli isendite latentsusaeg uudse objekti katsetes, seda kõrgema uurivusega nad olid ning seda kvaliteetsem toit kuulus nende dieeti. Rasvatihased toovad poegadele toiduks peamiselt röövikuid ja liblikaid (Sisask *et al.* 2010), kuid kuna võrreldes röövikutega, on liblikad energiavaesemad, peetakse neid madalama kvaliteediga toiduks. Ka varasemad tööd meie uurimisala rasvatihastega näitavad, et poegadele eelistatakse toiduks tuua just röövikuid (Mänd *et al.* 2005). Seega võib seose ilmnamist seletada sellega, et vähemuurivamad (tardumuseks kulus rohkem aega) emased toovad poegadele vähemkvaliteetset toitu. Kuid seda, kas selline seos ka reaalselt eksisteerib, ei saa antud töö tulemusega esialgu kindlalt väita. Nimelt, nagu jooniselt näha (Joonis 3), on üks emane teistest rohkem eristunud, tuues poegadele märkimisväärselt suuremaid liblikaid ning tardudes katses teiste emastega võrreldes kauem. Kui antud lind analüüsist eemaldada, kaob ka korrelatsiooni olulisus ($r = 0,07$; $N = 19$; $p = 0,77$). Samas on siinkohal oluline tähele panna, et eemaldamise tagajärjel on täheldada negatiivset trendi poegadele toodud röövikute ruumala ja koguste osas ning tardumuseks kulunud aja vahel – ehk ilmneb olukord, kus rohkem uurivamad emased toovad poegadele kvaliteetsemat toitu. Seega on antud töö põhjal võimalik järeldada, et tardumuseks kulunud aja ja poegadele toodud toidu kvaliteedi vahel on seoseid. Kui valim oleks suurem, saaks siinkohal ka kindlamaid väiteid esitada.

Tulevikus tuleks kindlasti antud töös tehtud katsed läbi viia suurema valimi peal, sest valimi väiksus oli praegu üheks oluliseks tulemuste mõjutajaks. Piisavalt suur valim tagab ka võimaluse kaasata katsetesse mõlemad sood, nii emas- kui isaslinnud. Antud töö pigem ei lükka ümber hüpoteese isiksuse ja vanemhoole ning toitumiskäitumise vahelistest seostest, vaid rõhutab katsetes tekkida võivatele vigadele. Seetõttu on selle töö põhjal võimalik tulevikus teha paremini teostatud uuringud.

Kokkuvõte

Isiksusel on oluline mõju isendi ellujäämusele ning sigimisedukusele, mõjutades seeläbi ka kohasust. Isiksuste uurimine on loomaökoloogias suhteliselt uus suund. Oluliseks uurimise valdkonnaks on olnud isiksusomaduste seos vanemhoole ja pesakonna edukusega. Kuigi toitmiskäitumine on üks osa vanemhoolest, on selle seoseid isiksusega uuritud võrdlemisi vähe. Tööd on eelkõige keskendunud toitmiskäitumise uurimisele läbi kaudsemate mehhanismide või on vaadeldud ainult toitmissagedust. Seetõttu oli antud töö eesmärgiks analüüsida ka poegadele toodud toidu kogust ja kvaliteeti ning eksperimentaalselt uurida isiksuse seost toitmiskäitumise ja pesitsusedukusega. Analüüsides vaadeldi ka võimalikku biotoobi mõju, sest biotoop võib mängida olulist rolli toitumistingimustes ja seeläbi ka sigimisedukuses.

Uuritavaks liigiks oli rasvatihane. 45 emaslinnu peal viidi läbi kaks käitumiskatset spetsiaalselt ehitatud katseruumis, et selgitada, kuidas linnud reageerivad uudsele keskkonnale ja uudsele objektile. Selle põhjal määrati lindude isiksused aktiivsuse (füüsiline ja vokaalne) näol. Pesitsuse ajal filmiti 22 emaslinnu toitmiskäitumist ning analüüsiti toitmissagedust ja poegadele toodud toitu. Samuti koguti pesitsusandmestikku, et määrata pesitsemisedukus.

Eeldus, et aktiivsemad linnud on poegade toitmises edukamad, tuues poegadele rohkem ja kvaliteetsemat toitu, antud töös kinnitust ei leidnud. Puudus seos isiksuse ja toitmiskäitumise vahel. Samuti ei leidnud kinnitust eeldus, et aktiivsemad isendid on edukamad pesitsejad, sest emaslinnud ei eristunud üksteisest oluliselt kurna suuruse, lennuvõimestunud poegade ning poegade konditsiooni poolest. Ka lindude enda parameetrid ei seostunud isiksusega. Biotoobil leiti mõju lindude vokaalsele aktiivsusele uudse objekti katses. Kuid toitmiskäitumises, pesitsusedukuses ning emaslinnu parameetrites ei olnud olulist erinevust, kas emaslind pesitses leht- või okasmetsas. Võrreldes katseseeriaid leiti, et uudses keskkonnas häälitseisid rohkem okasmetsast püütud emased, kuid uudse objekti juuresolekul olid häälekamad lehtmetsast püütud linnud.

Üheks põhjuseks, miks antud töös ei leitud olulisi seoseid on kindlasti see, et meil ei õnnestunud pesitsevate isaste isiksusi hinnata. Samuti ka seetõttu, et tegu oli rasvatihaste jaoks keskkonnatingimuste suhtes hea aastaga, mis tõttu ei pruukinud isiksuseomadused selgelt eristuda. Samuti võis olla põhjuseks tehnilike tingimuste kasutamine käitumiskatsetes. Sellegi poolest ei lükka antud töö ümber hüpoteese isiksuse ja vanemhoole ning toitmiskäitumise vahelistest seostest, vaid rõhutab katsetes tekkida võivatele vigadele – näiteks tuleks tulevikus kindlasti kasutada suuremat valimit.

Summary

The relationship between personality, provisioning and nest success in the Great tit (*Parus major*) in two different habitat.

Personality influences animal's survival and reproductive success and thereby has an important effect on fitness. Studying personality is a relatively new direction in animal ecology and a lot of attention has been on the relationship between personality, parental care and breeding success. Although provisioning is one part of parental care, relatively little is known about the effect that personality might have on it. Research has mainly focused on personality's influence on indirect mechanisms effecting provisioning or the rate of provisioning.

In this study we focus on the amount and quality of the food brought to young and we try to find out the relationship between personality, provisioning and nest success. We also looked at the potential impact of different habitats, because it might play an important role in foraging, provisioning and thereby influence reproductive success.

The object of the study was the Great tit (*Parus major*). We conducted two series of behavioural experiments in the open field test on 45 female birds. We measured how birds reacted to novel environment and to novel object and on the base of that we formed a personality trait which we called physical and vocal activity. During the breeding season we filmed 22 female bird to measure provisioning.

We didn't find any proof for the assumption that more active birds feed their young better than less active. We were also unable to confirm the assumption that more active birds have a higher breeding success or that more active females are in better condition. We did find that birds from coniferous habitat had a higher vocal activity during the novel environment test while birds from deciduous habitat had a higher vocal activity in the novel object test. But we didn't find an habitat effect on provisioning, breeding success or female's condition.

One of the reasons why this study failed to show any significant correlations is that we weren't able to assess the personalities of breeding male. Also, it might have been because it was a relatively good year regarding food abundance in the breeding area. One of the reasons might have also been that the behavioural studies were carried out in an artificial environment. Nevertheless, this work does not reject the hypotheses that personality, parental care and provisioning are related, but it emphasizes the possible errors that may arise with a study like this.

Tänuavaldus

Täna väga oma juhendajat Marko Mägi kannatlikkuse ja abistamise eest ning Kaisa Telvet, kes oli suureks abiks materjali läbi töötamisel. Samuti tänan kõiki TÜ lindude käitumisökoloogia töörühma liikmeid, kellel on olnud osa töös kasutatud andmete kogumises ning Raivo Mändi, kes andis mulle võimaluse oma magistritööd just selles töörühmas teha.

Antud tööd rahastati Eesti Teadusfondi grandist 8985.

Kasutatud kirjandus

- Benus, R.F., den Daas, S., Koolhaas, J.M. & van Oortmessen, G.A. 1990.** Routine formation and flexibility in social and non-social behaviour of aggressive and non-aggressive male mice. *Behaviour* 112:176-193.
- Benus, R.F. & Røndigs, M. 1996.** Patterns of maternal effort in mouse lines bidirectionally selected for aggression. *Animal Behaviour* 51:67-75.
- Berglund, A. 2013.** The ups and downs of parental care. *Trends in Ecology & Evolution* 28:387-388.
- Both, C., Dingemanse, N.J., Drent, P.J. & Tinbergen, J.M. 2005.** Pairs of extreme avian personalities have highest reproductive success. *Journal of Animal Ecology* 74:667-674.
- Budaev, S. V. 1997.** 'Personality' in the guppy (*Poecilia reticulata*): a correlational study of exploratory behavior and social tendency. *Journal of Comparative Psychology* 111:399-411.
- Careau, V. & Garland, T.Jr. 2012.** Performance, Personality, and Energetics: Correlation, Causation, and Mechanism. *Physiological and Biochemical Zoology* 85:543-571.
- Conrad, J. L., Weinersmith, K. L., Brodin, T., Saltz, J. B., Sih, A. 2011.** Behavioural syndromes in fishes: a review with implications for ecology and fisheries management. *Journal of Fish Biology*. 78:395–435.
- Dingemanse, N.J., Both, C., Drent, P.J., van Oers, K. & van Noordwijk, A.J. 2002.** Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. *Animal Behaviour* 64:929-938.
- Dingemanse, N.J., & de Goede, P. 2004.** The relation between dominance and exploratory behavior is context-dependent in wild great tits. *Behavioral Ecology* 15:1023-1030.
- Dingemanse, N.J., Both, C., Drent, P.J. & Tinbergen, J.M. 2004.** Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proceedings of the Royal Society of London B* 271:847-852.
- Dingemanse, N.J. & Réale, D. 2005.** Natural selection and animal personality. *Behaviour* 142:1165-1190.

- Dingemanse N.J., Wright J., Kazem A.J., Thomas D.K., Hickling R. & Dawnay N. 2007.** Behavioural syndromes differ predictably between 12 populations of three-spined stickleback. *Journal of Animal Ecology* 76:1128-1138.
- Dingemanse, N.J., Kazem, A.J.N., Réale, D. & Wright, J. 2009.** Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends in Ecology and Evolution* 25:81-89.
- Dingemanse, N.J., Bouwman, K.M., van de Pol, M., van Overveld, T., Patrick, S.C., Matthysen, E. & Quinn, J.L. 2012.** Variation in personality and behavioural plasticity across four populations of the great tit *Parus major*. *Journal of Animal Ecology* 81:116-126.
- Drent, P.J., van Oers, K. & van Noordwijk, A.J. 2003.** Realized heritability of personalities in the great tit (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London B* 270:45–51.
- Estramil, N., Eens, M. & Müller, W. 2013.** Coadaptation of offspring begging and parental provisioning - an evolutionary ecological perspective on avian family life. *PLoS ONE* 8: e70463.
- Fox, A. R., Ladage, L. D., Roth, C. T., Pravosudov, V. V. 2009.** Behavioral Profile Predicts Dominance Status in Mountain Chickadees. *Animal Behaviour* 77:1441-1448.
- Godfray, H. C. J. 1995.** Signaling Of Need Between Parents And Young: Parent-Offspring Conflict And Sibling Rivalry. *The American Naturalist* 146:1-24.
- Gosling, S.D. & John, O.P. 1999.** Personality dimensions in nonhuman animals: a cross-species review. *Current Directions in Psychological Science*. 8:69-75.
- Gosling, S.D. 2001.** From mice to men: what can we learn about personality from animal research? *Psychological Bulletin* 127:45-86.
- Greenberg, R. & Mettke-Hofmann, C. 2001.** Ecological aspects of neophobia and neophilia in birds. *Current Ornithology* 16:119-178.
- Groothuis, T.G.G. & Carere, C. 2005.** Avian personalities: characterization and epigenesis. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 29:137–150.
- Gross, M.R. 2005.** The evolution of parental care. *The Quarterly Review of Biology* 80:37-46.
- Guillette, L.M., Reddon, A.R., Hurd, P.L. & Sturdy, C.B. 2009.** Exploration of a novel space is associated with individual differences in learning speed in black-capped chickadees, *Poecile atricapillus*. *Behavioural Processes* 82:265-270.

- Hall, C. S. 1934.** Emotional behavior in the rat. I. Defecation and urination as measures of individual differences in emotionality. *Journal of Comparative Psychology*, 18:385-403.
- Herborn, K. A., Macleod, R., Miles, W. T. S., Schofield, A. N. B., Alexander, L. & Arnold, K. E. 2010.** Personality in captivity reflects personality in the wild. *Animal Behaviour* 79:835–843.
- Hollander, F.A., van Overveld, T., Tokka, I & Matthysen, E. 2008.** Personality and Nest Defence in the Great Tit (*Parus major*). *Ethology* 114:405-412.
- Kazama, K., Niizuma, Y. & Watanuki, Y. 2012.** Consistent individual variations in aggressiveness and a behavioral syndrome across breeding contexts in different environments in the black-tailed gull. *Journal of Ethology* 30:279-288.
- Ketterson, E.D., Nolan, V.Jr., Wolf, L. & Ziegenfus, C. 1992.** Testosterone and avian life histories: effects of experimentally elevated testosterone on behavior and correlates of fitness in the dark-eyed junco (*Junco hyemalis*). *The American Naturalist* 140:980-999.
- Kilgas, P., Tilgar, V., Mägi, M. & Mänd, R. 2007.** Physiological condition of incubating and brood rearing female great tits *Parus major* in two contrasting habitats. *Acta Ornithologica* 42:129-136.
- Koolhaas, J.M., Korte, S.M., de Boer, S.F., van der Vegt, B.J., van Reenen, C.G., Hopster, H., de Jong, I.C., Ruis, M.A.W. & Blokhuis, H.J. 1999.** Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 23:925-935.
- Korsten P, Mueller JC, Hermannstadter C, Bouwman KM, Dingemanse NJ, Drent PJ, Liedvogel M, Matthysen E, van Oers K, van Overveld T, Patrick SC, Quinn JL, Sheldon BC, Tinbergen JM, Kempenaers B. 2010.** Association between DRD4 gene polymorphism and personality variation in Great Tits: a test across four wild populations. *Molecular ecology* 19:832-843.
- Kralj-Fišer, S. & Schuett, W. 2014.** Studying personality variation in invertebrates: why bother? *Animal Behaviour* 91:41-52.
- Marchetti, C. & Drent, P.J. 2000.** Individual differences in the use of social information in foraging by captive great tits. *Animal Behaviour* 60:131-140.
- Mettke-Hofmann, C., Winkler, H. & Leisler, B. 2002.** The significance of ecological factors for exploration and neophobia in parrots. *Ethology* 108:249-272.

- Mettke-Hofmann, C., Ebert, C., Schmidt, T., Steiger, S. & Stieb, S. 2005.** Personality traits in resident and migratory warbler species. *Behaviour* 142:1357-1375.
- Montgomerie, R.D. & Weatherhead, P.J. 1988.** Risks and rewards of nest defence by parent birds. *The Quarterly Review of Biology* 63:167-187.
- Morton, E. S. 1975.** Ecological sources of selection on avian sounds. *The American Naturalist* 109:17-34.
- Mowles, S.L., Cotton, P.A. & Briffa, M. 2012.** Consistent crustaceans: the identification of stable behavioural syndromes in hermit crabs. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 66:1087-1094.
- Mägi, M. & Mänd, R. 2004.** Habitat differences in allocation of eggs between successive breeding attempts in great tits (*Parus major*). *Ecoscience* 11:361-369.
- Mägi, M., Mänd, R., Tamm, H., Sisask, E., Kilgas, P. & Tilgar, V. 2009.** Low reproductive success of great tits in the preferred habitat: a role of food availability. *Ecoscience* 16:145-157.
- Mänd, R., Tilgar, V., Lõhmus, A. & Leivits, A. 2005.** Providing nest boxes for hole-nesting birds – does habitat matter? *Biodiversity and Conservation* 14:1823-1840.
- Mänd, R., Tilgar, V., Kilgas, P. & Mägi, M. 2007.** Manipulation of laying effort reveals habitat-specific variation in egg production constraints in great tits (*Parus major*). *Journal of Ornithology* 148:91-97.
- Mänd, R., Rasmann, E. & Mägi, M. 2013.** When a male changes his ways: sex differences in feeding behavior in the pied flycatcher. *Behavioral Ecology* 24:853-858.
- Nakayama, S & Miyatake, T. 2010.** A behavioral syndrome in the adzuki bean beetle: genetic correlation among death feigning, activity, and mating behavior. *Ethology* 116:108-112.
- Niemelä, P. T. & Dingemanse, N. J. 2014.** Artificial environments and the study of ‘adaptive’ personalities. *Trends in Ecology & Evolution* 29:245-247.
- Ots, I., Murumägi, A. & Hõrak, P. 1998.** Haematological health state indices of reproducing great tits: methodology and sources of natural variation. *Functional Ecology* 12:700–707.
- Patrick, S.C. & Browning, L.E. 2011.** Exploration behaviour is not associated with chick provisioning in great tits. *PLoS ONE* 6:e26383.

- Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T. & Dingemanse, N.J. 2007.**
Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* 82:291-318.
- Rootsmäe, L. & Veroman, H. Eesti laululinnud Tallinn, Valgus 1974.**
- Roulin, A., Dreiss, A.N. & Kölliker, M. 2010.** Evolutionary perspective on the interplay between family life, and parent and offspring personality. *Ethology* 116:787-796.
- Quinn J.L., Patrick S.C., Bouwhuis S., Wilkin T.A. & Sheldon B.C. 2009.**
Heterogeneous selection on a heritable temperament trait in a variable environment. *Journal of Animal Ecology* 78:1203-1215.
- Scales, J., Hyman, J. & Hughes, M. 2013.** Fortune favours the aggressive: territory quality and behavioural syndromes in song sparrows, *Melospiza melodia*. *Animal Behaviour* 85:441-451.
- Schuett, W., Tregenza, T. & Dall, S. R. X. 2010.** Sexual selection and animal personality. *Biological Reviews* 85:217–246.
- Schuett, W., Dall, S.R.X. & Royle, N.J. 2011.** Pairs of zebra finches with similar ‘personalities’ make better parents. *Animal Behaviour* 81:609-618.
- Sih, A., Kats, L.B. & Maurer, E.F. 2003.** Behavioural correlations across situations and the evolution of antipredator behaviour in a sunfish–salamander system. *Animal Behaviour* 65:29-44.
- Sih, A., Bell, A. & Johnson, J.C. 2004a.** Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *TRENDS in Ecology and Evolution* 19:372-378.
- Sih A., Bell A.M., Johnson J.C., Ziemba R. 2004b.** Behavioral syndromes: an integrative overview. *The Quarterly Review of Biology* 79:241-277.
- Sisask, E., Mänd, R., Mägi, M. & Tilgar, V. 2010.** Parental provisioning behaviour in pied flycatchers *Ficedula hypoleuca* is well adjusted to local conditions in a mosaic of deciduous and coniferous habitat. *Bird Study* 57:447-457.
- Smith C.C. & Fretwell S.D. 1974.** The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist* 108:499-506.
- Stamps, J. & Groothuis, T.G.G. 2010.** The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biological Reviews* 85:301-325.
- Tebbich, S., Fessl, B. & Blomqvist, D. 2009.** Exploration and ecology in Darwin’s finches. *Evolutionary Ecology* 23:591-605.
- Trivers, R. L. 1974.** Parent-Offspring Conflict. *American Zoologist*, 14:249-264.

- van Oers, K., Drent, P.J., Dingemanse, N.J. & Kempenaers, B. 2008.** Personality is associated with extrapair paternity in great tits, *Parus major*. *Animal Behaviour* 76:555-563.
- van Overveld, T. & Matthysen, E. 2013.** Personality and information gathering in free-ranging great tits. *PLoS ONE* 8:e54199.
- Vrublevska, J., Krama, T., Rantala, M. J., Mierauskas, P., Freeberg, T. M. & Krams, I. A. 2014.** Personality and density affect nest defence and nest survival in the great tit. *Acta Ethologica*. DOI 10.1007/s10211-014-0191-7.
- Wilkin, T.A., King, L.E. & Sheldon, B.C. 2009.** Habitat quality, nestling diet, and provisioning behaviour in great tits *Parus major*. *Journal of Avian Biology* 40:135-145.
- Wilson, D.S. 1998.** Adaptive individual differences within single populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 353:199-205.
- Wolf, M., van Doorn, G.S., Leimar, O. & Weissing, F.J. 2007.** Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *NATURE* 447:581-585.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Grete-Stina Haaristo,

(sünnikuupäev: 01.01.1990)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose

Isiksusomaduste seos toitmiskäitumise ja pesitsusedukusega rasvatihasel (*Parus major*) kahes erinevas elupaigas,

mille juhendaja on PhD Marko Mägi,

1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **26.05.2014**